Relación entre la temperatura de incubación y la asimetría del carapacho de neonatos de *Lepidochelys olivacea* incubados en el Área de Usos Múltiples Hawaii (AUMH), Santa Rosa, Guatemala.



Relationship between incubation temperature and carapace asymmetry of neonates of *Lepidochelys olivacea* incubated in the Area of Multiple Use Hawaii (AUMH), Santa Rosa, Guatemala.

Contreras-Merida, María Renee; Morales-Mérida, B. Alejandra

María Renee Contreras-Merida
ma.reneecont@gmail.com
Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia; Universidad de San Carlos de Guatemala., Guatemala

B. Alejandra Morales-Mérida
alemoralesmerida@gmail.com
Laboratoire Écologie, Systématique, Évolution, Université Paris-Sud, AgroParisTech, CNRS, Université Paris Saclay, France; Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala

Revista Científica
Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala
ISSN-e: 2224-5545
Periodicidad: Semestral
vol. 30, núm. 1, 2021
almadariaga1@gmail.com

Recepción: 16 Mayo 2021
Aprobación: 03 Agosto 2021

URL: http://portal.amelica.org/ameli/jatsRepo/50/502283012/index.html

Autor de correspondencia: alemoralesmerida@gmail.com

Resumen: Los embriones de tortugas marinas son susceptibles a perturbaciones ambientales, las cuales se traducen en anomalías en su fenotipo. Uno de los principales parámetros para la medición de estas perturbaciones es la asimetría en los carapachos (caparazones), que puede ser obtenida a través del Índice de Inestabilidad de Desarrollo (DIx, por sus siglas en inglés). La temperatura juega un rol importante, influenciando no solo en la futura supervivencia de los neonatos en temperaturas extremas (altas o bajas), sino en atributos específicos, tales como la determinación del sexo, o incluso puede ser la causa del incremento en el número de apéndices dérmicos (escudos) sobre la parte dorsal del carapacho. Este estudio evaluó la relación entre la temperatura de incubación con la asimetría de carapacho de los neonatos de *Lepidochelys olivacea* incubados en condiciones relocalizadas en el tortugario del Área de Usos Múltiples Hawaii en Santa Rosa, Guatemala. Para lograrlo, se replicaron las condiciones de anidación seleccionadas por las hembras anidadoras en nidos relocalizados, utilizando dispositivos termosensitivos para la toma de la temperatura durante el período de incubación. A través del cálculo del DIx en 210 neonatos, y mediante las pruebas de correlación de Kendall y Jockheere-Terpstra, se obtuvo que en valores de temperaturas extremas tanto altas (Kendall tau = .23, $p < .001$; JT = 2,891, $p < .001$), como bajas (Kendall tau u= -.21, $p < .001$; JT = 5,005, $p < .001$), así como en altos rangos de variación durante el período de desarrollo embrionario (Kendall tau = .23, $p < .001$; JT = 6,619, $p < .05$), los neonatos presentan una mayor asimetría.

Palabras clave: Tortugas marinas, índice de inestabilidad de desarrollo, temperatura, desarrollo embrionario, incubación.

Abstract: Sea turtle embryos are susceptible to environmental disturbances, which result in abnormalities in their phenotype. One of the main parameters for measuring these disturbances is the asymmetry in the carapaces, which can be obtained through the Developmental Instability Index (DIx). Temperature plays an important role, influencing not only the future survival of hatchlings in extreme temperatures (high or low), but also specific attributes, such as sex determination, or it can even be



the cause of the increase in the number of dermal appendages (shields) on the dorsal part of the carapace. This aimed to evaluate the relationship between incubation temperature and carapace asymmetry of *Lepidochelys olivacea* hatchlings incubated in relocated conditions in the Hawaii Multiple Use Area turtle rookery in Santa Rosa, Guatemala. To achieve this, the nesting conditions selected by the nesting females were replicated in relocated nests, using thermosensitive devices to measure the temperature during the incubation period. Through the calculation of DIx in 210 hatchlings, and using Kendall and Jockheere-Terpstra correlation tests, it was obtained that hatchlings present greater asymmetry in values of extreme temperatures, for both, high (Kendall: $p<.05$, tau = .232 ; JT $p<.05$, JT=2891) and low (Kendall: $p<.05$, tau= -.211 ; JT $p<.05$, JT=5005); as well as in high ranges of variation (Kendall: $p<.05$, tau= .231 ; JT $p<.05$, JT=6619), during the embryonic development period.

Keywords: Sea Turtles, developmental instability, temperature, embryonic development, incubation.

Introducción

Las tortugas marinas presentan adaptaciones para vivir en el mar y regresar a tierra únicamente a anidar y colocar sus huevos para que se lleve a cabo su incubación y emergencia de regreso al mar. Durante el período de incubación, los embriones son susceptibles a perturbaciones que pueden ser causadas por factores ambientales como la temperatura (Cherepanov, 2014; Miller, 1985; Moustakas-Verho & Cherepanov, 2015; Özdemir & Türkozan, 2006; Williamson, Evans, & Reina, 2017). Un parámetro de medición del impacto es la asimetría, la cual muestra como un organismo posee la habilidad de producir un fenotipo determinado bajo ciertas condiciones, conocido como Inestabilidad del Desarrollo (Davis & Grosse, 2016). En tortugas, el carapacho de las tortugas se ve susceptible a interacciones ambientales a lo largo de su vida y a su vez contiene puntos de referencia biológicos aceptables para medir la asimetría (Băncilă, Plăiaşu, Tudor, Samoilă, & Cogălniceanu, 2012; Goessling, et al., 2017). Esa vulnerabilidad a agentes ambientales causantes de estrés hace que el monitoreo de ellos en los sistemas biológicos sea de suma importancia para mejorar el manejo y sustentabilidad de la diversidad biológica dentro de estos sistemas (Depledge & Galloway, 2005).

Dentro del período de desarrollo embrionario, la formación del carapacho inicia con la formación de la cresta carapacial en el primer tercio, la cual organiza los patrones de escudos subsecuentes del carapacho (Zimm, Bentley, Wyneken, & Moustakas-Verho, 2017). Los escudos son apéndices cutáneos tipo placas queratinosas que se conocen por su posición como vertebrales, costales, marginales, nucales y caudales (Türzokan, Ilgaz & Sak, 2001). La posición de los primordios de los escudos (placodas) será determinada por una segmentación somítica primaria, imitando la posición de los futuros escudos (Zimm, 2019). Las placodas carapaciales se desarrollan desde la periferia, al inicio de la cresta carapacial, hacia la línea media (Moustakhas-Verho & Cherepanov, 2015). Esto ocurre tanto en el primer y segundo tercio del período de desarrollo embrionario, siendo este último el período más susceptible a perturbaciones o factores ambientales (Zimm, 2019).

Notas de autor

alemoralesmerida@gmail.com

La parlama (*Lepidochelys olivacea*) es la especie que anida con mayor frecuencia en la costa del Pacífico de Guatemala y a pesar de ser la más abundante en distribución, muchos aspectos de su biología y ecología continúan sin conocerse (Varo-Cruz, Monzón-Arguello, Carrillo, Calabuig, & Liriz-Loza, 2015). Es en las especies del género *Lepidochelys* donde el desarrollo de escudos supernumerarios es un fenómeno común, presentando las mayores desviaciones del patrón de escudos en el carapacho (Cherepanov, 2014). Los trabajos de asimetría en el carapacho de tortugas han sido escasos. El estudio de Cortés-Gómez, Romero y Girondot (2018), con *L. olivacea*, se enfocó en la influencia de los metales pesados en la inestabilidad del desarrollo (ID) y una de sus principales consecuencias, la asimetría del caparazón de las tortugas adultas. Otros estudios realizados por Cherepanov & Malashichev (2018), con neonatos de *L. olivacea* en Sri Lanka, demostraron que presentaban asimetría notable en sus escudos. Se cree que estas anormalidades de la disposición de los escudos pueden provenir tanto de anomalías genéticas (Cherepanov & Malashichev, 2018) como de perturbaciones (ambientales o biológicas) durante la embriogénesis; siendo ésta última considerada por varios autores (Cherepanov, 2014; Moustakas-Verho & Cherepanov, 2015).

La importancia de este estudio en mejorar la comprensión de la influencia de las temperaturas de incubación, en la morfología de su caparazón durante una de sus fases críticas en su ciclo de vida, permite contar con información de la biología de poblaciones en el país, que pueda impulsar mejoras en los planes de conservación. Por lo que se buscó evaluar la relación entre la temperatura de incubación con la asimetría de carapacho de los neonatos de *Lepidochelys olivacea* incubados en condiciones relocalizadas en el tortugario del Área de Usos Múltiples Hawaii (AUMH), Santa Rosa, Guatemala. Para lograrlo, se replicaron las condiciones de anidación seleccionadas por las hembras anidadoras en cinco nidos relocalizados dentro del tortugario, tomando la temperatura de incubación mediante dispositivos termosensitivos y fotografías del carapacho para determinar el Índice de Inestabilidad de Desarrollo (DIx). Basándose en los datos obtenidos durante este estudio, se identificó la existencia de una influencia directa por parte de las temperaturas de incubación (altas, bajas y rango de variación) sobre la asimetría del carapacho de neonatos de *L. olivacea* dentro del tortugario del AUMH.

Materiales y métodos

Se relocalizaron cinco nidos de parlama en el tortugario del Área de Usos Múltiples Hawaii, Santa Rosa, Guatemala, empleando las medidas respectivas de profundidad y ancho de la cámara de anidación. Para estimar la asimetría de los neonatos, se obtuvieron los datos morfométricos de 210 neonatos pertenecientes a los cinco nidos, mediante la toma de fotografías con una cámara de 8 megapixeles (f/2.2, 29mm, 1/3", 1.5µm). Las fotografías fueron analizadas con el programa Inkscape, midiendo el tamaño de cada uno de los escudos costales en el carapacho.

Se realizó su tabulación en Excel y se procesó en el programa R (v.3.6.2), usando el índice de Inestabilidad de Desarrollo (DIx) dentro del paquete “HelpersMG” (v 4.0). Los valores del índice fueron interpretados y tomados como la asimetría de los escudos en el carapacho de los neonatos evaluados (Cortés-Gómez, et al., 2018). Este DIx describe la heterogeneidad de los escudos del carapacho de un individuo, combinando dos medidas estándares de diversidad: el índice de entropía de Shannon (ancho de escudos de cada lado del carapacho) y la distancia angular de Edwards (diferencia entre el tamaño de los escudos costales entre los dos lados del carapacho) (Cortés-Gómez, et al., 2018). Los valores obtenidos fueron descritos desde mínimo a máximo, categorizados dentro de tres niveles: bajo (1.46 a 1.69), medio (1.70 a 1.99) y alto (iguales o mayores a 2.0).

Para analizar la influencia de la temperatura en el carapacho de los neonatos, se monitoreó la temperatura de incubación dentro de cada uno de los nidos mediante un dispositivo termo sensitivo (HOBO®Pendant Data Logger). Las pruebas estadísticas utilizadas para este análisis fueron una prueba de correlación simple por rangos de Kendall para observar el grado de asociación de las variables; y una prueba de Jonckheere-

Terpstra, la cual permite determinar la significancia de un posible patrón de influencia entre los valores de temperatura y la asimetría.

Resultados

Se obtuvo una frecuencia de valores del DIx en general y para cada uno de los niveles, presentando un promedio general de 1.78 (Desviación Estándar= .15). El nivel de asimetría bajo representa el 24 % de los neonatos (n = 50), con un promedio (desviación estándar) de 1.62 (.08). Los neonatos dentro de este nivel presentan las menores variaciones en el número de los escudos del carapacho, observándose de cinco a siete escudos en cada lado (Figura 1A). El nivel de asimetría medio representa al 67 % (n = 141) con un promedio de 1.79 (0.09), observándose variaciones de escudos de seis a ocho escudos en cada lado (Figura 1B). Por último, el nivel de asimetría alto representa al 9 % (n = 18) de los neonatos, con un promedio de DIx de 2.07 (.08), observándose de seis a diez escudos en sus carapachos (Figura 1C).

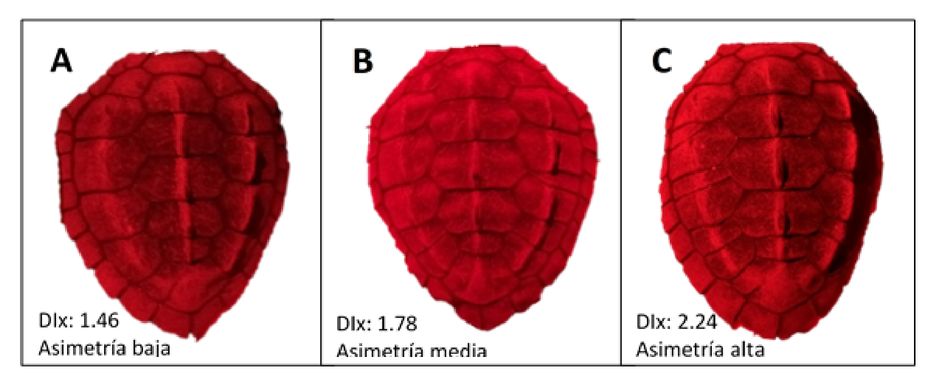


Figura 1. Niveles de asimetría de carapacho de los neonatos del AUMH: **A**) Se observa un neonato de asimetría baja, presentando cinco escudos en cada lado de su carapacho; **B**) Neonato del nivel de asimetría medio, con seis escudos en el lado izquierdo y siete escudos presentes en el lado derecho de su carapacho; **C**) Neonato del nivel de asimetría alto, con ocho escudos en el lado izquierdo y seis escudos en el lado derecho. Se resalta la diferencia de tamaño en el tercer y quinto escudo del lado izquierdo.

En cuanto a la influencia de la temperatura de incubación sobre la asimetría de carapacho, se examinaron 4 componentes: temperatura promedio, mínimas, máximas y el rango de variación durante el período de incubación y su posible influencia sobre la asimetría de carapacho representada en los valores del DIx, se realizaron las pruebas de correlación de Kendall y la prueba de Jonchkeere-Terpstra (Tabla 1). En la tabla 1 se pueden observar los resultados de las pruebas estadísticas, con las cuales se indica que a temperaturas máximas (de hasta 35-36 °C) y rangos de variación (de hasta 7 °C), se presentaron mayores valores de asimetría. Esto conlleva a que en temperaturas bajas se presenten los menores valores de asimetría, sin embargo, a temperaturas bajas extremas presentes en este estudio (27.37 °C) se presentaron valores altos de asimetría.

TABLA 1.
Resultados del análisis de la prueba de correlación de Kendall y la prueba de Jonckheere-Terpstra para los valores del DIx con los componentes de la temperatura.

Temperatura (°C)	Coeficiente de correlación de Kendall (tau)	Significancia de la prueba de correlación de Kendall (valor de *p*)	Coeficiente de la prueba de Jonckheere-Terpstra (JT)	Significancia de la prueba de Jonckheere-Terpstra (valor de *p*)
Temperatura promedio	.06	.330	4,887	.165
Rango de variación	.23	$p < .001$*	6,619	$p < .001$*
Temperatura mínima	-.21	$p < .001$*	5,005	$p < .001$*
Temperatura máxima	.23	$p < .001$*	2,891	$p < .001$

*valores significativos

Dentro de los análisis realizados para observar los patrones de influencia de la temperatura en los valores del índice, también se evaluó en qué etapa del período de desarrollo se presentaban más susceptibles los embriones al efecto de los diferentes componentes de temperatura. La duración del período de incubación fue dividida en tres etapas de desarrollo, las cuales consisten en la separación de los estadíos de desarrollo en tercios, siendo la etapa uno, los primeros días de desarrollo (estadíos tempranos), la etapa dos en los días intermedios (estadíos medios) y la etapa tres consiste en los últimos días de desarrollo (estadíos tardíos) para cada uno de los nidos.

Se realizaron nuevamente las pruebas de correlación de Kendall y la prueba de Jonchkeere-Terpstra con los componentes de temperatura previamente significativos (temperaturas máximas, mínimas y rango de variación) (Tabla 2). Se obtuvo que los rangos de variación no afectan en una etapa de desarrollo embrionaria en específico, sino que la acumulación de estos cambios a lo largo del período de incubación presenta un efecto sobre la asimetría. Para las temperaturas mínimas, se obtuvo que, al presentarse valores extremos de las temperaturas bajas durante el primer y segundo tercio, los neonatos presentan altos valores de asimetría reflejados en el DIx. Por último, con las temperaturas máximas, se obtuvo que cuando las altas temperaturas se encuentran presentes durante el tercer tercio del período de incubación, los neonatos presentan altos valores de asimetría.

TABLA 2.
Resultados del análisis de correlación de Kendall y la prueba de Jonckheere-Terpstra para las variables de temperatura con los valores del DIx.

Temperatura °C	Coeficiente de correlación de Kendall (tau)	Significancia de la prueba de correlación de Kendall (valor de *p*)	Coeficiente de prueba de Jonckheere-Terpstra (JT)	Significancia de la prueba de Jonckheere-Terpstra (valor de *p*)
Rango de variación				
Etapa embrionaria 1	.09	.124	5,761	.062
Etapa embrionaria 2	.09	.124	5,761	.062
Etapa embrionaria 3	.04	.478	5,473	.240
Temperatura mínima				
Etapa embrionaria 1	-.10	.097*	4,421	.048*
Etapa embrionaria 2	-.13	.021*	4,433	.010*
Etapa embrionaria 3	-.06	.267	4,846	.133
Temperatura máxima				
Etapa embrionaria 1	.10	.100	5,804	.050
Etapa embrionaria 2	-.10	.082	4,627	.950
Etapa embrionaria 3	.22	$p < .001$*	4,937	$p < .001$*

*valores significativos (< .05)

Discusión

La anomalía de carapacho más frecuente es la presencia de escudos adicionales debido a que los escudos costales se encuentran fuertemente influenciados por la presencia de depresiones septales vacantes y un cambio en la distancia entre primordios de escudos, debido a fallos en la comunicación entre células, puede llevar a la formación de escudos que ocupen las áreas vacantes (Moustakas-Verho, et al., 2014; Moustakhas-Verho & Cherepanov, 2015). La cantidad de variación producida en el desarrollo se ve influenciada por el tiempo de señalización celular (comunicación) y morfogénesis (Zimm, 2019).

Para las especies de tortugas marinas del género *Lepidochelys*, ha sido reportada una gran variabilidad del número de escudos costales desde 6 hasta 10 escudos (Cherepanov, 2014; Cherepanov et al, 2019). En un estudio realizado por Pritchard (1969), se llevó a cabo la contabilización de los escudos costales para diversas poblaciones de este género, obteniendo una gran variación desde seis escudos costales para poblaciones de Honduras, cinco escudos costales para el Golfo de México, hasta siete u ocho escudos costales para poblaciones de Surinam. Esto concuerda con lo obtenido en este estudio, en donde todos los niveles de asimetría presentan variaciones del número de escudos dentro de este rango (Figura 1). La presencia de asimetría en tortugario para las especies de *Lepidochelys* ha sido reportada previamente por Mast y Carr (1989), demostrando que de todos los tratamientos propuestos es ese estudio, los neonatos de tortugario o corral presentaron el mayor rango de variación en el número de escudos de carapacho.

La mayoría de los estudios referente a asimetría se enfocan principalmente en reportar la frecuencia de patrones asimétricos y sus posibles causas (Cherepanov, 2014; Cherepanov et al., 2019; Zimm, 2019).

Pocos estudios indican una correlación inversa entre la asimetría y la aptitud evolutiva, ya que es muy difícil generalizar la existencia de una relación causal entre estas variables debido a que varios componentes cofundadores pueden interferir (Lens, Van Dongen, Kark & Matthysen, 2002; Mast & Carr, 1989; Møller, 1997). Por lo que se desconoce la existencia de una relación causal entre la asimetría y una reducción en la aptitud de los neonatos del AUMH. Lo que sí se hipotetiza es que la asimetría observada en el carapacho de las tortugas indica perturbaciones adicionales en el desarrollo que puedan afectar directamente la supervivencia y reproducción de los neonatos. Esto se debe a que individuos con fenotipos asimétricos pueden caracterizarse por presentar perturbaciones adicionales del desarrollo que conllevan al individuo a una menor calidad adaptativa (Sim, 2014; Telemeco, Warner, Reida, & Janzen, 2013); como el estudio realizado por Löwenborg, Shine, & Hagman (2011), con la serpiente *Narix narix*, en donde la presencia de una escama asimétrica se vio vinculada a la presencia de una costilla adicional en la vértebra asociada a esta escama, la cual puede afectar el rendimiento del individuo: reducir flexibilidad, locomoción o asociación a anormalidades osteológicas.

La influencia de la temperatura en la asimetría del carapacho de los neonatos radica en su efecto sobre la división somática; formación y diferenciación de tejidos y proteínas del caparazón; sistemas biológicos de comunicación celular; mecanismos de formación de escudos y sus diferentes patrones (Cherepanov, 2014; Moustakhas-Verho & Cherepanov, 2015; Zimm, et al., 2017; Zimm, 2019). La presencia en este estudio de una correlación significativa entre la aparición de asimetría de carapacho en neonatos expuestos a altas temperaturas de incubación concuerda con lo previamente reportado por Zimm y colaboradores (2017) con neonatos de *Natator depressus* y *Caretta caretta*; así como el estudio de Fleeming (2019) con neonatos de *Caretta caretta*.

Se hipotetiza que la influencia de las temperaturas máximas sobre la asimetría de carapacho en los neonatos de este estudio radica en la importancia de la temperatura sobre los procesos de modificación celular y expresión génica llevados a cabo durante el período de formación del caparazón (Moustakas-Verho, et al., 2014; Zimm, 2019). Las temperaturas altas en este estudio (35-36°C), influyen en la rapidez de la división celular, difusión, interrupciones en interacciones moleculares y expresión de genes; así como en el incremento de los errores de las tasas de transcripción (Telemeco, et al., 2013; Zimm, 2019). Esto lleva a la presencia de un ARN mensajero disfuncional, que a su vez conlleva a errores en la traducción y por ende da lugar a proteínas mal procesadas que generan una gran variación en sus escudos de carapacho (Zimm, 2019).

Con las temperaturas bajas presentes en este estudio se podría establecer una hipótesis en la cual la presencia de estas temperaturas bajas tanto en el primer tercio del desarrollo, como en el segundo tercio (Tabla 2), conllevaría a la existencia de baja asimetría en el carapacho de los neonatos de tortuga marina por lo previamente discutido. Sin embargo, se obtuvo que con las temperaturas bajas extremas también se presentaron niveles altos de asimetría (Tabla 2). Temperaturas muy bajas pueden generar fallos en el crecimiento, retrasos e incluso daños en los tejidos que puede traducirse a carapachos deformados o patrones alterados de los escudos (Zimm, 2019).

El incremento de las temperaturas de incubación durante el tercer período de incubación (Tabla 2), aparte de los factores ambientales, se puede atribuir al calor metabólico producido por el desarrollo de los embriones durante este período de crecimiento del organismo en tamaño (Brenes Arias, Bonilla Bonilla, Bonilla Salazar, & Vega Delgado, 2015; Miller, 1985). Este calor metabólico puede incrementar de dos a seis grados la temperatura dentro del nido, convirtiéndose en un factor significante durante las últimas semanas del período de incubación que podría alterar el crecimiento de los individuos y, por ende, la dimensión tanto del carapacho como sus escudos (Broderick, Godley, & Hays, 2001; Sim et al., 2014). Organismos sometidos a altas temperaturas durante su período de desarrollo genera organismos de menor tamaño, sumado a un incremento de la velocidad de crecimiento de tejido reflejando la adición de escudos que no ocurriría en tasa de crecimiento normal (Zimm, 2019), podrían incrementar la formación de escudos adicionales que tendrían que reacomodarse en un menor espacio de carapacho.

Individuos asimétricos parecen tener una menor fecundidad que los individuos simétricos (Møller, 1997). Estudios han comprobado una mayor probabilidad de supervivencia en neonatos con mayor tamaño que en neonatos más pequeños, ya que durante esta etapa en su ciclo de vida presentan una mayor vulnerabilidad a los depredadores (Sim et al., 2014). Individuos de menor tamaño presentan desventajas al no poder evadir a depredadores y poder ser fácilmente digeridos (Booth, Burgess, McCosker, & Lanyon, 2004; Sim et al., 2014). Se considera que organismos de mayor tamaño confieren mayores aptitudes individuales al momento de entrar en un ambiente donde la comida es escasa o difícil de localizar, así como la disminución de su tiempo de exposición ante depredadores (Booth et al., 2004; Janzen, Tucker, & Paukstis, 2001). Ya que el tamaño de los individuos presenta efectos sobre su aptitud, y este se encuentra influenciado por la temperatura de incubación; la asimetría, afectada por la temperatura, podría funcionar como un indicador de aptitud. No obstante, se requiere hacer investigaciones que esclarezcan esta posible relación.

Por último, la acumulación de altos rangos de variación de la temperatura durante el período de incubación en este estudio (7 ± 1 °C), presentó una relación con la presencia de mayor asimetría de carapacho en los neonatos (Tabla 2). Esto concuerda con lo reportado previamente de como regímenes térmicos pueden inducir variaciones significativas en los fenotipos de los neonatos (Du & Shine, 2014). Tal como en un estudio realizado por Bowden, Carter y Paitz, (2014), con *T. scripta*, en donde concluye que caracteres fenotípicos se ven influidos por la magnitud de la fluctuación, siendo sensibles a la acumulación de la cantidad de desarrollo completado a temperaturas feminizantes o masculinizantes, pero no a la frecuencia de fluctuación. Las variaciones dentro de los nidos pueden deberse tanto a la influencia externa de estos cambios normales de la temperatura de la arena durante el día o mes, hasta el calor metabólico de los embriones en desarrollo (Du, & Shine, 2014; Georges, Beggs, Young, Doody, 2005; Li, Zhou, Ding, & Ji, 2011). La presencia de asimetría de carapacho de los neonatos puede indicar perturbaciones adicionales en el desarrollo que puedan afectar directamente en su supervivencia y reproducción; requiriendo sea estudiado a profundidad.

Agradecimientos

Las autoras agradecen el apoyo brindado a lo largo de esta investigación por el personal de la Asociación Rescate y Conservación de Vida Silvestre (ARCAS) del Tortugario Hawaii, en especial a Alex García, Doña Mayra y a los comunitarios que apoyaron durante la realización de esta investigación. También se agradecen al Lic. Jorge Jiménez, a la PhD. Adriana A. Cortés-Gómez por su valiosa contribución durante el análisis de datos. Finalmente, se agradecen al Profesor Marc Girondot, PhD, por el apoyo brindado a nivel general durante la investigación y formación de las autoras.

Referencias

Băncilă, R. I., Plăiaşu, R., Tudor, M., Samoilă, C., & Cogălniceanu, D. (2012). Fluctuating asymmetry in the Eurasian spur-thighed tortoise, Testudo graeca ibera Linneaus, 1758 (Testudines: Testudinidae). *Chelonian Conservation and Biology*, *11*(2), 234-239.

Booth, D. T., Burgess, E., McCosker, J., & Lanyon, J. M. (2004). The influence of incubation temperature on post-hatching fitness characteristics of turtles. In *International Congress Series*, *1275*, 226-233.

Bowden, R. M., Carter, A. W., & Paitz, R. T. (2014). Constancy in an Inconstant World: Moving Beyond Constant Temperatures in the Study of Reptilian Incubation. *Integrative and Comparative Biology*, *54*(5), 830-840.

Brenes Arias, O., Bonilla Bonilla, L., Bonilla Salazar, A., & Vega Delgado, A. (2015). Características de la Anidación de Lepidochelys olivacea (Testudinata: Cheloniidae) entre el 2010 y 2012 en Playa Tortuga Ojochal de Osa, Puntarenas, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, *63*(1), 339-349.

Broderick, A. C., Godley, B. J., & Hays, G. C. (2001). Metabolic heating and the prediction of sex ratios for green turtles (*Chelonia mydas*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(2), 161-170.

Cherepanov, G. (2014). Patterns of Scute Development in Turtle Shell: Symmetry and Asymmetry. *Paleontological Journal*, *48*(12), 1-9.

Cherepanov, G., & Malashichev, Y. (2018). Variability of carapace scutes in newborn olive (*Lepidochelys olivacea*) and green (*Chelonia mydas*) turtles from Sri Lanka. [Sesión de simposio]. Turtle evolution symposium (pp. 19-20). Tübingen: Scidinge Hall Verlag Tübingen.

Cherepanov, G., Malashichev, Y., & Danilov, I. (2019). Supernumerary scutes verify a segment - dependent model of the horny shell development in turtles. *Journal of Anatomy*, 235(4), 836-846.

Cortés-Gómez, A. A., Romero, D., & Girondot, M. (2018). Carapace asymmetry: A possible biomarker for metal accumulation in adult olive Ridleys marine turtles?. *Marine Pollution Bulletin*, *291*(1), 92-101.

Davis, A., & Grosse, AS. (2016). Measuring Fluctuating Asymmetry in Plastron Scutes of Yellow-bellied Sliders: the Importance of Gender, Size and Body Location. *The American Midland Naturalist*, *159*(2), 340-348.

Depledge, M. H., & Galloway, T. S. (2005). Healthy animals, healthy ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *3*(5), 251-258.

Du, W.G., & Shine, R. (2014). The behavioural and physiological strategies of bird and reptile embryos in response to unpredictable variation in nest temperature. *Biological Reviews*, *90*(1), 19-30.

Fleming, K. (2019). *Effects of In Situ Incubation Temperatures on Hatchling Loggerhead Sea Turtle* (*Caretta caretta*) Morphology, *Health Indices*, *and Locomotor Performance* (Tesis de maestría). Universidad del Sur de Florida, St. Petersburg.

Georges, A., Beggs, K., Young, J., & Doody, J. (2005). Modelling Development of Reptile Embryos under Fluctuating Temperature Regimes. *Phisiological and Biochemical Zoology*, *78*(1),18-30.

Goessling, J. M., Rebois, K., Godwin, J. C., Birkhead, R., Murray, C. M., & Hermann, S. M. (2017). Differences in fluctuating asymmetry among four populations of Gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). *Herpetological Conservation and Biology*, *12*(2), 548-555.

Janzen, F., Tucker, J., Paukstis, G. (2001). Experimental analysis of an early life - history stage: avian predation selects for larger body size of hatchling turtles. *Journal of Evolutionary Biology*, *13*(6), 947-254

Lens, L., Van Dongen, S., Kark, S., & Matthysen, E. (2002). Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies?. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *77*(1), 27–38.

Li, H., Zhou, Z., Ding, G., & Ji, X. (2011). Fluctuations in incubation temperature affect incubation duration but not morphology, locomotion and growth of hatchlings in the sand lizard Lacerta agilis (Lacertidae). *Acta Zoologica*, *94*(1), 11-18.

Löwenborg, K., Shine, R., & Hagman, M. (2011). Fitness Disadvantages to Disrupted Embryogenesis Impose Selection Against Suboptimal Nest-Site Choice by Female Grass Snakes, *Natrix natrix* (Colubridae). *Journal of Evolutionary Biology*, *24*(1), 177-83.

Mast, R. B., & Carr, J. L. (1989). Carapacial scute variation in Kemp's ridley sea turtle (*Lepidochelys kempi*) hatchlings and juveniles. Proceedings of the First International Symposium on Kemp's Ridley Sea Turtle Biology, Conservation and Management. Simposium. Galvenston, Texas.

Miller, J. D. (1985). Embryology of marine turtles. *Biology of the Reptilia*, *14*, 269-328.

Møller, A. P. (1997). Developmental stability and fitness: a review. *The American Naturalist*, *149*(5), 916-932.

Moustakas - Verho, J. E., & Cherepanov, G. O. (2015). The integumental appendages of the turtle shell: An evo - devo perspective. *Journal of Experimental Zoology Part B*: *Molecular and Developmental Evolution*, *324*(3), 221-229.

Moustakas-Verho, J. E., Zimm, R., Cebra-Thomas, J., Lempiäinen, N. K., Kallonen, A., Mitchell, K. L., ... & Gilbert, S. F. (2014). The origin and loss of periodic patterning in the turtle shell. *Development*, *141*(15), 3033-3039.

Özdemİr, B., & Türkozan, O. (2006). Carapacial scute variation in green turtle, Chelonia mydas hatchlings in Northern Cyprus. *Turkish Journal of Zoology*, *30*(2), 141-146.

Pritchard, P. (1969). *Studies of the systematics and reproductive cycle of the genus Lepidochelys*. (Tesis de doctorado) Universidad de Florida, Gainesville.

Sim, E. (2014). *Nest Environment and hatchling fitness correlates in the sea turtles Caretta caretta and Natator depressus*. (Tesis de doctorado). Universidad de Queensland, Australia.

Sim, E., Booth, D., & Limpus, C. (2014). Non-modal Scute Patterns, Morphology, and Locomotor Performance of Loggerhead (Caretta caretta) and Flatback (Natator depressus) Turtle Hatchlings. *Copeia*, *2014*(1), 63-69. doi:10.1643/cp-13-041

Telemeco, R., Warner, D., Reida, M., & Janzen, F. (2013). Extreme developmental temperatures result in morphological abnormalities in painted turtles (*Chrysemys picta*): a climate change perspective. *Integrative Zoology*, *8*(2), 197–208.

Türkozan, O., Ilgaz, Ç., & Sak, S. (2001). Carapacial scute variation in loggerhead turtles, Caretta caretta. *Zoology in the Middle East*, *24*(1), 137-142.

Varo-Cruz,N., Monzón-Argüello, C., Carrillo, M., Calabuig, P., & Liriz-Loza, A. (2015). Tortuga Olivacea-*Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829). En: Salvador, A., Marco, A. *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles* (pp. 1-18). Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales.

Williamson, S., Evans, R., & Reina, R. (2017). When is embryonic arrest broken in turtle eggs? *Physiological and Biochemical Zoology*, *90*(5), 523-532

Zimm, R., Bentley, B., Wyneken, J., & Moustakas-Verho, J. (2017). Environmental Causation of Turtle Scute Anomalies in ovo and in silico. *Integrative and Comparative Biology*, *57*(6), 1303-1311.

Zimm, R. (2019). *On the Development of the turtle scutte pattern and the origins of its Variation*. (Tesis de doctorado). Faculty of Biological and Environmental Science of the University of Helsinki, Finlandia.